AMAZONIANA	IV	3	321–340	Kiel, November 1973

Aus der Zusammenarbeit zwischen Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung Tropenökologie, Plön, Deutschland, und Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus – Amazonas, Brasilien

Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht

von

E.J. Fittkau

Max-Planck-Institut für Limnologie, Abteilung Tropenökologie, Plön, Deutschland

Die Frage nach der Anzahl der Arten in einer Lebensgemeinschaft und der sie regelnden Gesetzmäßigkeiten ist so alt wie die ökologische Forschung selbst. Schon bevor Elton den Begriff der Nische und Gause das Prinzip des gegenseitigen Ausschlusses sich ähnlich verhaltender Arten prägte, formulierte THIENEMANN (1918; 1920) mit seinen beiden ökologischen Grundprinzipien eine bis heute gültige Antwort :

1) "Je variabler die Lebensbedingungen einer Lebenstätte, umso größer die Artenzahl der zugehörigen Lebensgemeinschaft."
2) "Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotopes vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, umso artenärmer wird die Biozönose, umso einförmiger und charakteristischer wird sie, in umso größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf."

Später fügte FRANZ (1952/53) ein weiteres Grundprinzip hinzu, das die Bedeutung des Alters einer Lebensgemeinschaft und ihres Lebensraumes, somit den Reifungsgrad des Bioms, herausstellt.

3) "Je kontinuierlicher sich die Milieubedingungen an einem Standort entwickelt haben, je länger er gleichartige Umweltbedingungen aufgewiesen hat, um so artenreicher ist seine Lebensgemeinschaft, umso ausgeglichener und umso stabiler ist sie."

Die Zahl der Arten eines Ökosystems, ihre Häufigkeit, ihre Individuendichte und ihre Verteilung in Raum und Zeit läßt sich in Diversitätsindizes erfassen, mit mathematischen Formeln beschreiben und dementsprechend mit Umweltfaktoren beliebig in Beziehung bringen. Je geringer die Zahl der Arten und die in Frage kommenden, sie beeinflussenden Faktoren sind, umso leichter lassen sich auch Gesetzmäßigkeiten für das Nebeneinander dieser Arten experimentell und rechnerisch ermitteln. Je komplexer aber das Ökosystem wird, umso unübersichtlicher und kaum noch befriedigend entwirrbar gestaltet sich dann die Viel-

falt interspezifisch wirkender Faktoren. Schon relativ kleine und ungestörte Biozönosen erweisen sich im allgemeinen bei näherer Betrachtung oft als schon so hochgradig differenziert, daß man bisher nicht in der Lage ist, außer dem ungefähren Energiefluß die eigentlichen kausalen Zusammenhänge, die das Nebeneinander der Arten in solch einem Ökosystem regulieren, zu quantifizieren und experimentell zu belegen.

Die Formulierungen von Thienemann und Franz behalten daher in diesen experimentalökologisch bisher nicht faßbaren Bereichen vorerst ihre volle Bedeutung, auch wenn sie von relativen Größen ausgehen, die man nur empirisch werten kann, indem man sie vergleichend in größerem Zusammenhang beurteilt. Das für die drei biozönotischen Grundprinzipien Gesagte gilt in gleicher Weise für den Begriff der Nische oder das Gausesche Prinzip. Beides sind Denkmodelle, die sich ausgezeichnet zur Aufhellung von Ökosystemen bewährt haben, trotz aller Schwierigkeiten, mit Hilfe von Experimenten ihre Gültigkeit auch für natürliche Ökosysteme zu beweisen (vgl. GILPIN und JUSTICE 1972 und die hier angeführte Literatur zur Diskussion des Nischen-Konzepts).

Die Entstehung der Artenfülle tropischer Lebensgemeinschaften hat man lange Zeit (vgl. Diskussion bei HESSE 1924, p. 410) als das Ergebnis der in den Tropen allgemein erhöhten Generationsfolgen und einer dadurch geforderten Zunahme der Mutationsraten angesehen, die wiederum die Artbildung beschleunigen sollte. Jedoch konnte nicht nachgewiesen werden, daß die Artbildung sich unter tropischen Bedingungen schneller als außerhalb der Tropen vollzieht. Bei den Vögeln wird z.B. in warmen Gebieten bekanntlich eine größere jährliche Brutzahl durch eine hier allgemein höhere Verlustrate der Brut kompensiert. Schon aus rein theoretischen Erwägungen liegt bei erhöhtem Generationswechsel kein Zwang zu schnellerer Artbildung vor; denn ein sich daraus ergebender beschleunigter Genaustausch innerhalb der Population macht ebenso eine beschleunigte Extinktion von Mutanten denkbar. Schließlich aber ist die Enstehung neuer Arten eine Prozeß, der nicht nur genetisch, sondern ebenso auch ökologisch gesteuert verläuft. Die Bildung und das Überleben einer Art ist direkt abhängig vom Vorhandensein eines für sie ausreichenden Lebensraumes, d.h. er ist abhängig von der Existenz einer ökologischen Nische, die diese Art besetzen kann.

Es soll daher in diesem Zusammenhang geprüft werden, ob das bisherige Konzept der Nische sich auf tropische Ökosysteme übertragen läßt, bzw. wieweit die drei "biozönotischen Grundgesetze"(THIENEMANN 1954), die befriedigend zum Verständnis der Artenzusammensetzung von Biozönosen der gemäßigten Zone führten, auch geeignet sind, eine Antwort auf die Frage nach der Artenfülle tropischer Ökosysteme zu geben. Dabei soll das Schwergewicht auf der ökologischen Seite der Frage liegen und nach Gründen gesucht werden, die das auffallende Nebeneinander vieler Arten, oft sogar sehr ähnlicher Lebensformtypen ermöglichen oder bedingen.

Die Frage, woher die Arten kommen, glaube ich weitgehend aus diesem Zusammenhang eliminieren zu können, zumal sich in jüngster Zeit die Auffassung durchgesetzt hat (vgl. MAYR 1969), daß die Artbildung in den Tropen den gleichen Gesetzmäßigkeiten unterliegt wie in den übrigen Zonen der Erde. Stets is eine genetische Trennung der Ausgangspopulation einer Art notwendig, für die in der Regel eine geographische Isolierung erforderlich zu sein scheint. Wie neuerdings auf grund von Verbreitungsarealen gefordert werden kann (vgl. HAFFER 1969; 1971; MOREAU 1969; MÜLLER 1968; 1972; VANZOLINI 1970), scheinen die heutigen geschlossenen tropischen Waldgebiete Südamerikas während der letzten Vereisung teilweise Steppen und Savannen gewichen und der feuchte Regenwald auf wenige voneinander isolierte Gebiete beschränkt gewesen zu sein. Die verbliebenen Wälder müssen

aber jeweils noch soviel Umfang gehabt haben, daß sie die ganze Fülle der heutigen Fauna und Flora erhalten konnten. Aber nicht nur biologische sondern ebenso auch geomorphologisch-geologische Indizien sprechen dafür, daß im tropischen Südamerika im Verlauf des Pleistozäns der Folge von Interglazialen und Glazialen ein Wechsel von feuchten und weniger feuchten Klimaphasen entsprach. Während der Interglaziale dürfte sich die Hylaea immer wieder in annähernd den Grenzen ausgebreitet haben, wie sie ihr derzeit gegeben sind. Dagegen hat der Wald die Glaziale vermutlich nur in isolierten Refugialgebieten überdauern können (vgl. VUILLEUMIER 1971). Jede Regressionsphase der Wälder dürfte zur Entstehung von Arten Anlaß gegeben und jede Expansionsphase den Artenaustausch gefördert und zur Artenanreicherung des gesamten neotropischen Waldbioms geführt haben. Etwa 100 Mill. Jahre kann man für die Entwicklungsgeschichte des neotropischen Regenwaldes ansetzen. Ein Zeitraum, in dem viele, der Eiszeit in ihrer Wirkung auf die Artbildung vergleichbare Klimaschwankungen und Waldarealveränderungen postuliert werden können. Außerdem dürfen wir vorraussetzen, daß auf dem Kontinent die Kontinuität der Ökosysteme, insbesondere die des Regenwaldes, stets so ausreichen gewahrt geblieben ist, um den heutigen hohen Ausreifungsgrad zu erreichen. Diese Kontinität, wie sie z.B. SCHWABE (1968) fordert, ist nicht lokal bezogen gedacht und schließt deshalb die erwiesene Dynamik der klimatisch bedingten Arealveränderungen nicht aus (vgl. Polemik bei VANZOLINI 1970). Denn nicht in einem großen geschlossenen Regenwaldgebiet sind Artbildungsprozesse, sondern in erster Linie in dessen marginalen Bereichen für eine Waldfauna zu erwarten unter extremen und wechselhaften Umweltbedingungen. Erst eine dort gegebene saisonmäßige Inkonstanz der Ökofaktoren dürfte selektiv auf Organismen wirken und neue Arten entstehen lassen, die sich dann während einer Expansionsphase des Waldes in die Waldbiozönose mit den konstanten Milieubedingungen einzugliedern vermögen. Kleine isolierte Waldrefugien lassen sich in diesem Sinne auch als Marginalzonen verstehen.

Versteht man unter dem Faktor Zeit geologische Epochen und unter einem Standort einen kontinentalen Großraum, dessen Klimaintegral weitgehend konstant geblieben ist, kann man schon mit dem 3. ökologischen Prinzip von Franz durchaus die gesamte Entwicklung der tropischen Artenmannigfaltigkeit begründen, ohne allerdings zu einer tieferen Aussage zu kommen.

Spricht man von der Artenmannigfaltigkeit der Tropen, d.h. von dem allgemeinen Artenreichtum tropischer Lebensgemeinschaften, wird allzuleicht übersehen, daß zahlreiche Biozönosen niederer Breiten vergleichbar artenreich sind. Folglich ist Artenreichtum ein durchaus relativer Begriff, der stets nur auf bestimmte Biome und sie charakterisierende Tiergruppen oder Lebensformtypen bezogen verwendet werden kann.

Greifen wir zwei weitverbreitete große Lebensräume, die Wälder und die Fließgewässer heraus und vergleichen die der tropischen mit denen der gemäßigten Zone, so sind grundlegende Unterschiede in der jeweiligen Zusammensetzung einzelner Komponenten der Flora und Fauna erkennbar : Die Grundelemente der Wälder, die Holzgewächse, treten in den Tropen auf allen Kontinenten in einer überwältigenden Artenfülle in Erscheinung (vgl. KLINGE 1973). Ohne Zweifel ist dieser Artenreichtum ein Ausdruck für die "dynamische Konstanz" des feuchttropischen Lebensraumes mit seinen für Bäume und Palmen so optimalen Lebensbedingungen, unter denen sich die Arten nicht nur bilden sondern auch erhalten konnten. Nicht ohne weiteres läßt sich das auf engstem Raum extrem dichte Artengefüge der Bäume im neotropischen Regenwald aus dem 1. ökologischen Prinzip ableiten. Sollte es auch hier gültig sein, so wäre eine Vielzahl von ökologischen Nischen zu fordern. Vielleicht sind sie so

eng, weil es bisher noch nicht gelungen ist, sie abzugrenzen. Vorerst versagt in diesem Bereich des Ökosystems des Regenwaldes das herkömmliche Modell der Nische (vgl. RICHARDS 1969). Leichter läßt sich dagegen der tierische Artenreichtum der tropischen Regenwälder als Anpassung an die artlich stark differenzierte Vegetation deuten, die der Fauna schon wegen ihrer Vielgestaltigkeit eine unübersehbare Fülle von Nischen anzubieten hat.

Die Wälder der gemäßtigen Breiten haben, verglichen mit denen der Tropen, eine artenarme Vegetation und teilweise auch Fauna. Die kalte Jahreszeit setzt der Entfaltung organischen Lebens scharfe Grenzen. Nur relativ wenige Holzgewächse und auch Wirbeltiere sind in der Lage, sich dem Wechsel von Sommer und Winter voll anzupassen; Kräuter und Wirbellose erreichen dies in weit höherem Maße. Außerdem haben die Klimaschwankungen der Eiszeit in weiten Regionen den tertiären Artenbestand der gemäßigten Zone in zahlreichen Pflanzen und Tiergruppen stark reduziert, ohne daß bisher neue Arten die Lücken schließen konnten.

Im limnischen Bereich sind die Unterschiede zwischen Ökosystemen von höheren gegenüber niederen Breiten allgemein anders als in terrestrischen Biomen gestaltet. Die floristisch-faunistische Erschließung der tropischen Gewässer ist zwar noch lange nicht abgeschlossen, doch läßt sich schon jetzt sagen, daß in den Tropen allgemein die Artenmaxima mit wenigen Ausnahmen nur bei den aquatischen Wirbeltieren, z.B. den Fischen, Amphibien, und Reptilien auftreten. Die Artenzahlen der Wirbellosen sind dagegen in den meisten Klassen und Ordnungen und darüber hinaus insgesamt im Durchschnitt nicht größer, sondern teilweise sogar erheblich kleiner als in den Ökosystemen der Gewässer der gemäßigten und auch kalten Gebiete. Zu den Ausnahmen gehören z.B. die Odonaten und eine Reihe von Krebsen verschiedener Ordnungen, die offenbar unter tropischen Bedingungen leichter aus den Meeren über Küstengewässer in das Süßwasser einwandern konnten. Außerhalb der Tropen dominieren hinsichtlich ihrer Artenzahl Insektenordnungen wie Plecoptera und Ephemeroptera.Andere Gruppen wie z.B. die Chironomidae und Trichoptera scheinen in beiden Klimagebieten, wenn auch in unterschiedlichen Unterfamilien, vergleichbar große Artenzahlen aufzuweisen.

Ähnliches wie für die Tierwelt gilt auch für die aquatische Vegetation. Niedere wie höhere Pflanzen, insbesondere submerse Formen, sind in den Tropen im allgemeinen nicht artenreicher als in der gemäßigten Zone. Viele Algen, wie z.B. die Diatomeen, zeigen sogar nur in den kühlen oder kalten Gewässern ihre größte Artenentfaltung. Eine Ausnahme stellen offensichtlich die Desmidiaceen dar.

Die stark differenzierte und eigenständige kaltstenotherme Flora und Fauna der niederen Breiten, insbesondere in Fließgewässern, macht es wahrscheinlich, daß diese Ökosysteme ein Alter aufweisen, das dem tropischer Gewässer nicht nachsteht, im Gegenteil es sogar noch zu übertreffen scheint. Die gut durchleuchteten Fließgewässer und Seen vegetationsarmer kühler Gebiete waren vermutlich für Algen und damit auch für wirbellose Tiere ein besser geeigneter und mit einer größeren Kontinuität ausgezeichneter Evolutionsraum als die Gewässer tropischer Breiten. In den semiariden subtropisch-tropischen Steppen- und Savannengürteln der Erde trocknen limnische Biotope mehr oder weniger regelmäßig aus oder versalzen. In den Waldgebieten der feuchten Tropen bewirken die hohen Niederschläge vielfach eine extreme Elektrolytarmut der Gewässer, die gekoppelt zu sein pflegt mit einem hohen Gehalt an kolloidal gelösten, dunkel gefärbten organischen Stoffen (Humussäuren). Beides hemmt die Primärproduktion auch dann noch, wenn die Bäche breiter werden und aus dem Schatten der Wälder heraustreten. Die elektrolytreicheren Flüsse in Berg- oder bergnahen Gebieten erhalten durch verstärkte Erosion meist einen so hohen Gehalt an anorganischen Suspensoiden, daß in ihnen die Primärproduktion auf eine emerse Flora beschränkt bleibt, und nur eine relativ artenarme, nur in wenigen Tiergruppen bemerkenswerte Fauna sich entwickeln konnte.

Die angedeuteten Unterschiede, das allgemein günstige Nahrungsangebot für Algenfresser in den kühlen und kalten Bächen, Flüssen und auch Seen, und die meist stark eingeschränkte, oder sogar fehlende Primärproduktion in den warmen Gewässern dürften zu den wesentlichen Faktoren gehören, die bewirkt haben, daß die limnische Floren- und Faunenentwicklung in den niederen Breiten anders verlaufen ist, als in den höheren Breiten. Hinzu kommt aber auch, daß das Klima der gemäßigten und kalten Gebiete die Evolution nur weniger Tiergruppen, insbesondere nur die der Wirbeltiere, in den Gewässern verhinderte oder hemmte, und daß aus dem Angepaßtsein an kaltes Wasser die Eiszeit nicht so selektierend auf die limnischen Organismen wirken konnte, wie auf den Floren- und Faunenbestand im terrestrischen Raum. Der Artenreichtum z.B. bei benthischen Diatomeen in kühlen Fließwasser-Ökosystemen kann so groß sein, daß es auch hier nicht leicht ist, für alle Arten Nischen zu erkennen.

Die Wirksamkeit zweier, in der Regel durch aride Gürtel getrennter großer aquatischer Evolutionsräume, den warmen Gewässern der äquatorialen Gebiete einerseits und den gemäßigten bis kalten der polnahen Gebiete andererseits, führt zum Verständnis der Häufung aquatische Tierarten in den mittleren Breiten der gemäßigten Zone, die naturgemäß einen Übergangsraum darstellt. Letzteres wird besonders im aquatischen Biom deutlich, der saisonmäßig z.B. in kleineren stehenden Gewässern im Sommer tropenähnliche Milieubedingungen bieten kann, während in unmittelbarer geographischer Nähe eine Quelle auch in dieser Jahreszeit extrem niedrige konstante Wassertemperaturen aufzuweisen pflegt. Die erfassung der "Limnofauna europaea" (ILLIES 1968) hat erbracht, daß in dem kleinen Areal 14, dem mitteleuropäischen Küstenniederungsgebiet, das von Belgien bis Südskandinavien und in das Hinterland bis zur 500 m Höhenlinie reicht, etwa 5 000 wirbellose Wassertiere vorkommen, das sind etwa 2/5 aller Arten der europäischen Gewässerfauna. Selbst von flächenmäßig sehr viel größeren tropischen Gebieten ist eine solche Häufung von Arten nicht bekannt und auch nicht zu erwarten.

Der große Artenreichtum in den Gewässern Mitteleuropas, der sich vor allem aus wirbellosen Tieren zusammensetzt, kann aus dem günstigen Überleben der Eiszeit und der Vielfalt der Gewässerbiotope der mitteleuropäischen Landschaft erklärt werden. Diese Vielfalt der aquatischen Lebensräume ergibt sich nicht zuletzt, wie schon angedeutet, aus dem jährlichen Klimawechsel und bietet, je nach Jahreszeit und Gewässertyp, räumlich nebeneinander oder auch zeitlich nacheinander einer nördlichen kaltadaptierten ebenso wie einer südlichen warmadaptierten und außerdem einer temperaturindifferenten Fauna entsprechende Umweltbedingungen. Die für die einzelnen Arten ungünstigen Perioden werden in biologisch mehr oder weniger inaktiven Stadien überdauert, so daß die vorhandenen Nischen des Ökosystems im Jahresgang in einer bestimmten Reihenfolge unterschiedlich besetzt sein können.

Am Beispiel der Chironomiden, die, wie schon erwähnt, zu denjenigen Insekten gehören, die im warmen wie im kalten Klima artenreichvorkommen, sei demonstriert, wie sich in einem zentralamazonischen Urwaldbach und in einem kalten Mittelgebirgsbach (Oberlauf der Fulda),die regional bedingten, unterschiedlichen ökologischen Voraussetzungen auf die Zusammensetzung der Populationen auswirken. In den ersten drei Kilometern beider Gewässer leben etwa 150 Chironomidenarten.– Die genaue Anzahl der täglich in den Bächen schlüpfenden Formen kann man relativ leicht durch das Aufsammeln der Puppenexuvien

aus der Oberflächendrift ermitteln.– Die Fulda ist in dem untersuchten Abschnitt ökologisch stark differenziert. Temperaturkonstante kalte Quellen und Quellbäche gehen über in Bachabschnitte mit sich steigernder Wasserführung und jahreszeitlich unterschiedlich stark wechselnder Temperaturamplitude bei gleichzeitig abnehmenden Gefälle. Im Frühjahr und im Herbst, wenn die meisten Arten schlüpfen, kann man an einem Tag Exuvien von 20–35 Arten in Driftnetzfängen antreffen, deren Larven in verschiedenen Biotopen zur Entwicklung gekommen sind. In den warmen Monaten ist die Arten- und auch Individuenzahl der schlüpfenden Formen geringer. Ein Großteil der Chironomidlarven der Fulda ernährt sich von Algen, andere von Detritus, nur wenige sind karnivor.

Ein Urwaldbach Zentralamazoniens ist ökologisch weniger differenziert. Das Gefälle ist niedrig, lentische und lotische Bereiche werden von altem, im Wasser liegendem Holz bestimmt, dem einzigen festen Substrat neben den aus dem Bachbett ins Wasser ragenden Wurzeln der Ufervegetation. Der sandige Untergrund ist stellenweise, je nach der Intensität der Strömung, mit Detritus und dicken Schichten alter Blätter überdeckt. Die Temperatur liegt nahezu konstant bei etwa 23–24°C, die Wasserstandschwankungen, die sich im Zusammenhang mit den lokalen Regen ergeben, bleiben in allgemeinen gering. Täglich kann man hier die Exuvien von 50–100 geschlüpften Chironomidenarten aufsammeln. Die Larven wohl der meisten Arten sind Detritusfresser, eigentliche Algenfresser finden sich nur vereinzelt, da Algen fehlen. Größer als in einem europäischen Mittelgebirgsbach scheint der Anteil der karnivoren Arten zu sein.

Im mitteleuropäischen Bergbach sprechen das jahreszeitlich variierende Artenspektrum und die vielfach erkennbaren Bindungen der Arten an einen bestimmten Biotop des Gewässers für eine klare ökologische Einnischung der Formen. Schließlich hat Thienemann gerade aus der Kenntnis derartiger Lebensräume seine ökologischen Prinzipien entwickelt.

Zum Verständnis der Situation in einem zentral-amazonischen Urwaldbach scheint das in Raum und Zeit so gut gegliederte Nischenkonzept bei dem derzeitigen Stand unserer Informationen kaum auszureichen. In einem kalten Bach haben die meisten Arten jährlich nur eine oder zwei Generationen. Die Schlüpfzeiten der Arten eines bestimmten Bachabschnittes erstrecken sich in der Regel auf wenige Wochen. In einem tropischen Bach dauert die Entwicklung vom Ei bis zur Imago bei der Mehrzahl der Arten nur zwei oder drei Wochen. So können von jeder der Arten in einem relativ begrenzten Bachuferbereich Imagines aller Arten das ganze Jahr hindurch gleichzeitig vorhanden sein, auch wenn die geschlüpften Tiere nur Stunden oder wenige Tage leben. Die hohe Artenzahl schließt ein, daß die Individuendichte gleichaltriger Larven einer Art in einem Biotop nicht allzu groß sein kann. Noch wissen wir zu wenig über die Biologie dieser Tiere, um weitere Schlußfolgerungen ziehen zu können. Dennoch dürfte dieses Beispiel der Chironomiden das typisch tropische, räumliche und zeitliche Nebeneinander vieler Arten, meist verwandter Organismengruppen oder Lebensformtypen in einem ökologisch nicht sonderlich differenzierten Biotop zeigen.

Die Artenmannigfaltigkeit, mit der die Chironomiden in einem Urwaldbach vertreten sind, wird von den anderen Tiergruppen dieses Bioms nicht erreicht. In relativ großer Artenzahl finden sich hier zwar Ephemeropteren, Odonaten, und Trichopteren, in geringer Zahl auch Plecopteren, Heteropteren und kleine Käferformen mit ihren Larven. Zu den makroskopisch noch erfaßbaren Wirbellosen gehören außerdem verschiedene Palaemoniden und Mysidaceen. Verglichen jedoch mit einem Bach der gemäßigten Zone ist die Gesamtzahl der wirbellosen Tierarten in einem Amazonasbach nicht groß und im allgemeinen eher kleiner als in einem mitteleuropäischen Bergbach. DITTMAR (1955) wies in einem Bergbach des

Sauerlandes 407 Wirbellose nach. Einige in Bächen kosmopolitisch verbreitete Tiergruppen sind in Zentralamazonien nur schwach vertreten oder fehlen ganz. Als limitierende Faktoren dürften sich die Elektrolytarmut des Bachwassers und der Mangel an Primärproduzenten auswirken. Bezogen auf die geringe makroskopisch erfaßbare Gesamtbiomasse, etwa 1–2 g/m^2 im Durchschnitt, ist das Benthos der Urwaldbäche allerdings artlich relativ stark differenziert, im allgemeinen stärker als in den kalten Fließgewässern mit ihrer etwa zehnfach so großen Biomasse der Bodenfauna.

Wie schon erwähnt, ist die Zahl der limnischen Wirbeltiere, insbesondere der Fische, in tropischen Gewässern auffallend groß. In kalten Bächen leben nur wenige oder gar keine Fische, verständlicherweise nicht aus Futtermangel sondern aus ökologischen und biogeographischen Gründen. In einem zentralamazonischen Bach mögen wenigstens 50 Fischarten, vielleicht sogar 80 leben, genaue Angaben fehlen. Wir wissen auch noch nichts über eventuelle Fluktuationen des Artenbestandes, die sich durch Wanderungen in diesen Gewässern ergeben könnten. Kürzlich hat KNÖPPEL (1970) gezeigt, wie sich die Fische ernährungsbiologisch in die Bachbiozönose einfügen. Die Angaben von Knöppel beziehen sich auf Magenuntersuchungen an 54 Fischarten. 14 Arten davon stammten aus einem quantitativen Fang aus einem 300 m langen und 2–3 m breiten Abschnitt des schon erwähnten Baches. Die Gesamtbiomasse der Fische, 323 Individuen, betrug 3,42 kg, was etwa 5 g/m^2 entspricht und somit höher als die des Makrobenthos ist. Weitere 40 Arten wurden in ähnlichen Fließgewässern desselben Gebietes gesammelt. Die überwiegende Zahl der Fische hatte sich sowohl von pflanzlichem und tierischem Material aus dem Anflug als auch von Benthos ernährt. Nur bei wenigen Arten war eine, wenn auch nicht sehr überzeugende Spezialisierung in der Ernährung zu erkennen. Knöppel folgerte daraus, daß in den Urwaldbächen das Nahrungsangebot so gleichmäßig und ausreichend ist, daß die Nahrung bei zentralamazonischen Fischen nicht als Selektionsfaktor wirksam werden konnte. Diese Vorstellung sieht Knöppel in der weitgehend uniformen Morphologie der von ihm untersuchten Arten bestätigt, die bei Vertretern verschiedener Gattungen und Familien keine speziellen Anpassungen an bestimmte Ernährungsweisen erkennen ließ. ROBERTS (1972) zweifelt allerdings die Möglichkeit dieser starken Verallgemeinerung bei den Auswertungen Knöppels an.

Ganz sicher ist das Nahrungsangebot in den Urwaldbächen nie überreichlich, aber es muß ausreichend für die jeweilig vorhandene Fischpopulation sein. Wahrscheinlich ist die Fischbesiedlung gerade so groß, wie sie bei der angebotenen Nahrungsmenge maximal groß sein kann. Aus dem an Ort und Stelle zu beobachtenden Verhalten der Fische darf man schließen, daß das Nahrungsangebot optimal ausgenutzt wird; alles, was im Bach den Fischen fressbar erscheint, wird gefressen, gleich, ob es vom Bachboden, aus dem freien Wasser oder von der Wasseroberfläche, dem Anflug, stammt. Die bestmögliche Ausnutzung des Nahrungsangebotes bei maximal hoher Besiedlungsdichte nimmt zu, je konstanter der Nahrungsanfall und die übrigen Milieubedingungen werden. Eine saisonmäßige Verminderung der Nahrung oder Verschlechterung anderer Umweltfaktoren muß notwendigerweise die Größe und Art der Zusammensetzung des Fischbestandes, jeweils dem ökologischen Engpaß entsprechend, begrenzen. Das würde bedeuten, daß während der Zeiten mit besseren Lebensbedingungen das Nahrungsangebot erst dann maximal genutzt werden kann, wenn dank einer sehr schnellen Vermehrungsrate der Fischbestand sich entsprechend rasch vergrößert hat.

Die von KNÖPPEL (l.c.) gegebene Deutung der Untersuchungsergebnisse spricht sowohl gegen die Gültigkeit des 1. ökologischen Grundprinzips von Thienemann als auch gegen die Existenz von streng abgegrenzten ökologischen Nischen und damit auch gegen die Wirk-

samkeit von Gauses Prinzip innerhalb der Fischpopulation amazonischer Urwaldbäche. Von ZARET und RAND (1971) durchgeführte Untersuchungen an Fischen in Fließgewässern Panamas haben allerdings Befunde ergeben, die eine erweiterte Deutung der Ergebnisse der Untersuchungen Knöppels gestatten.

In dem untersuchten Urwaldbach Panamas, der in der trockenen Jahreszeit nur wenig Wasser führt und während der Regenzeit teilweise über die Ufer tritt, leben sympatrisch u.a. 9 Fischarten. Während der Hochwasserphase überlappt sich die Nahrung dieser Fische mehr oder weniger auffällig. Sind die Tiere aber während der trockenen Monate gezwungen, in kolkartigen tiefen Stellen zu überleben, verschwindet diese Nahrungsüberlappung. Während der Niedrigwasserphase ist das Angebot sowohl der Anflugnahrung als auch der bacheigenen Nahrung vermindert. Sobald das Wasser zurückgeht, setzt also zunehmend verstärkt ein Nahrungswettbewerb ein, und eine deutliche Einnischung der einzelnen Arten wird erkennbar. Schließlich ist eine Artengruppe nur noch auf Anflug, eine andere auf Nahrung im freien Wasser, eine dritte auf Benthos und eine weitere auf Algen spezialisiert. Die sich benthisch ernährenden Formen gliedern sich zudem in tagaktive und nachtaktive Arten. Sobald sich mit steigendem Wasser das Raum- und Nahrungsangebot verbessert, tritt erneut eine Überlappung bei der Nahrungsaufnahme ein.

Das von ZARET und RAND (l.c.) beobachtete Verhalten der panamaischen Fische glaube ich auch auf die Fische der zentralamazonischen Bäche übertragen zu können, zumal es sich in beiden Gebieten um nah verwandte Arten gleicher oder ähnlicher Gattungen innerhalb des neotropischen Regenwaldgebietes handelt. Demnach müßte sich auch in Zentralamazonien, sobald die dort herrschenden extrem statischen Lebensbedingungen in den Bächen nicht mehr gegeben sind, saisonmäßig das Raum- und Nahrungsangebot so verschlechtern, daß bei den dort lebenden Arten eine jahreszeitlich abhängige Nahrungsspezialisierung eintritt. Es wäre dann außerdem zu erwarten, daß sich die Zahl der vorkommenden Fischarten in diesen Bächen vermindert, sobald mit entsprechender Regelmäßigkeit und Dauer ein ökologischer Engpaß auftritt, der die optimalen Umweltbedingungen limitiert.

Diese Forderung kann nur dann berechtigt sein, wenn man davon ausgeht, daß die Masse der Fische der zentralamazonischen Bäche ihren Artbildungsprozess nicht unter Umweltbedingungen durchgemacht hat, unter denen sie jetzt lebt. Kein anderer aquatischer Biotop Amazoniens weist derartige hydrologisch, klimatisch und ernährungsbiologisch ausgeglichene Verhältnisse auf wie die Oberläufe der Bäche auf der zentralamazonischen terra firme. Weitaus die Mehrzahl aller übrigen Fließgewässer des Amazonaseinzugsgebietes, insbesondere auch die Bäche in den etwas höheren Randgebieten des Amazonasbeckens innerhalb oder auch außerhalb der Hylaea unterliegen saisonmäßigen starken Wasserstandsschwankungen, die deren Ökosysteme gravierend beeinflussen.

Es ist nicht zu erwarten, daß die Bachfische unter den optimalen ökologischen Bedingungen unter denen sie heute nebeneinander in Zentralamazonien leben, sich auch nebeneinander als Arten entwickelten. Es ist sehr viel wahrscheinlicher, daß die einzelnen Arten parallel oder nacheinander in ausreichender Isolation unter "marginalen" Bedingungen, wie sie eingangs für die Artbildung der Florenelemente des Regenwaldes diskutiert wurden, entstanden sind. Die tertiärpleistozänen Klimaschwankungen und auch Flußlaufverlagerungen geben genügend Anhalt für eine wechselvolle Geschichte der Fließgewässer. Das zentralamazonische Tiefland dürfte dabei immer wieder als Sammelbecken für Arten fungiert haben, die aus dem marginalen Bereich entweichen konnten oder aus ihm herausgedrängt wurden.

Eine Vorstellung von den ökologischen Bedingungen, denen die Bachfauna, insbesondere die Fische, in einer "marginalen" Zone des Amazonasgebietes ausgesetzt sind, vermitteln die Untersuchungen der Bäche und Flüsse der Savannen des Rupununi-Gebietes Guianas (LOWE-McCONNEL 1964). Sie weichen in ihrer jahreszeitlichen Diskontinuität völlig von denen der zentralamazonischen Bachoberläufe ab und bedingen eine starke saisonmäßige Fluktuation der Fischpopulationen. Am Ende der Trockenzeit überwiegt in den Restgewässern der Anteil der fischfressenden Arten über dem Anteil jener, die sich in erster Linie von Wirbellosen und pflanzlichem Material ernähren. Die Populationen der Beute-Arten überleben – wenn auch meist stark reduziert – unter teilweise refugialartigen Bedingungen in den mehr oder weniger durch Austrocknung isolierten Gewässern. Mit dem Anstieg des Wassers setzt dank der günstigen Nahrungsbedingungen und hohen Temperaturen bei gleichzeitig hohen Reproduktionsraten der meisten nicht fischfressenden Formen ein intensiver Aufbau und auch Austausch der Populationen und Arten innerhalb des Gewässersystems ein. Dort, wo lokal eine Art vorübergehend verschwunden war, kann sie aus einem anderen Gebiet schnell nachwandern, da die während der Regenzeit auftretenden Überschwemmungen jegliche Ausbreitungsschranken aufheben.

In den südlichen Randgebieten, z.B. im Mato-Grosso, gibt es zahlreiche jährlich stark eintrocknende Gewässer, die nur noch wenig Kontakt mit dem Hauptgewässersystem haben. Von solchen Lagunen weiß man, daß ihr Fischartenbestand bei relativ hoher Individuendichte sehr gering ist, und daß während des Niedrigwasserstandes Raubfische, wie die Piranas, in ihnen dominieren.

Aus den angeführten Beispielen wird ersichtlich, daß auch in den tropischen Gewässern dort, wo die Milieubedingungen sich jährlich mehr oder weniger in der gleichen Weise für die meisten Organismen eine zeitlang so verschlechtern, daß ein ökologischer Engpaß entsteht, die Zusammensetzung der Ökosysteme sich nach den bekannten ökologischen Grundprinzipien ausrichtet. ZARET und RAND (l.c.) sehen in dem von ihnen aufgefundenen Ergebnis eine Bestätigung für die Gültigkeit des Prinzip von Gause.

Offen bleibt die Frage, wie ein tropisches Ökosystem, wie das der zentralamazonischen Urwaldbäche, seinen Arten- und Individuenbestand unter den mehr oder weniger konstanten und für die meisten Mitglieder optimalen Umweltbedingungen reguliert und erhält. Am Beispiel der Fische in dem untersuchten Waldbach in Panama sahen wir, daß während der Hochwasserphase das Nischenkonzept von diesen Arten weitgehend aufgegeben wird und sie sich dann offensichtlich so verhalten, wie die Formen in den zentralamazonischen Bächen. Dieses ist verständlich, weil zu dieser Zeit in den Waldbächen Panamas eine ökologische Situation herrscht, die in der Stabilität und Qualität der wichtigsten Umweltfaktoren, insbesondere in der ausgeglichenen Wasserführung und im kontinuierlich guten Nahrungsangebot an die optimalen Bedingungen erinnert, die in Zentralamazonien den Fischen das ganze Jahr über geboten werden.

Die relativ geringe Anzahl der Fischarten in den Bächen Panamas mag nicht nur ökologisch sondern auch biogeographisch und somit historisch bedingt sein. Die große Artenzahl in den amazonischen Bächen dagegen dürfte direkt in Zusammenhang mit dem riesigen Reservoir an Fischarten stehen, das das amazonische Gewässersystem in seiner Gesamtheit besitzt, dank seiner großen Ausdehnung und seines hohen Alters und der damit gegebenen Möglichkeit der Artbildung bzw. der Artenerhaltung. Das Vorhandensein solch eines Reservoirs als Zulieferer der Arten bedingt jedoch nicht notwendigerweise das Nebeneinander der vielen Arten in einem zentralamazonischen Bach, für das die erwähnten ökologischen Grund-

gesetze und mit ihnen das Denkmodell der Nischen vorerst auch keine befriedigende Erklärung geben kann. Die terra firme-Bäche Zentralamazoniens sind Teile des hochausgereiften Regenwaldbioms, das sich insgesamt unter konstant optimalen ökologischen Bedingungen entwickeln konnte. Ein wichtiger Bestandteil eines solchen alten und ausgereiften Ökosystems scheint ein starkes und sehr differenziertes Aufgebot von Räubern zu sein, das sowohl die Populationen der nichträuberischen wie auch der räuberischen Arten in den biologisch und ökologisch günstigen Grenzen hält. Artenvielfalt ist nur möglich auf Kosten der Anzahl der Individuen der vorhandenen Arten; die Qualität eines Ökosystems, gesehen als Ausdruck ihrer spezifischen Differenzierung, steht also im direkten Zusammenhang mit der Quantität der Vertreter der einzelnen Arten. Die Stabilität eines Ökosystems, dessen artliche Zusammen setzung nicht direkt von ökologischen Faktoren begrenzt wird, dürfte daher mit wachsender Zahl seiner Arten, sowohl auf der Seite der Räuber wie auch der der Beutetiere, zunehmen.

Es ist ökologisch verständlich, daß sich die artenärmsten Ökosysteme in den arktischen Tundren befinden. Sie liegen im Bereich der Kältegrenze für terrestrisches tierisches Leben, und ihre klimaabhängige Instabilität äußerst sich in den extremen Schwankungen der Qualität und Quantität der Biomasse im Verlauf weniger Jahre. Demgegenüber zeigen die artenreichen feuchttropischen Systeme die größtmögliche Stabilität in der Struktur und Größe der Biomasse.

Die prinzipielle Bedeutung, welche die Räuber für das Nebeneinander naheverwandter Arten im gleichen Lebensraum haben, konnte SLOBODKING (1964) mit seinen Experimenten an Hydren zeigen. Eine Koexistenz von zwei Hydraarten gab es nur, wenn gleichzeitig auch ein Hydra-Räuber im Aquarium anwesend war. Dieser Erfahrung, übertragen auf die Fischpopulation der tropischen Gewässer Südamerikas, entspricht auch die Hypothese von LOWE-McCONNELL (1969), nach der der auffallende hohe Anteil an Raubfischarten innerhalb der einmalig großen Zahl von Fischarten der Neotropis Ausdruck einer besonders langen ungestörten Entwicklung der Fauna auf diesem Kontinent ist.

Nach dem bisher Gesagten zeichnen sich zwei Prinzipien ab, die u.a. zu der hohen Diversität der Fische in amazonischen Urwaldbächen geführt haben dürften: 1. die u.a. wegen ihrer Konstanz so optimalen ökologischen Umweltbedingungen, und 2. das zur Verfügung stehende, aus der Evolution des amazonischen Gewässersystems mit hervorgegangene große Artenreservoir, das ein den Artenbestand regulierendes, angespanntes Verhältnis zwischen Räuber- und Beutearten einschließt und in Verbindung mit dem unter 1 gesagten die Wirkung der ökologischen Grundgesetze nicht zwingend erkennen läßt.

Darüber hinaus glaube ich aber noch ein weiteres, den Artenreichtum der Fische förderndes Prinzip postulieren zu können, das sich aus der Struktur des Ökosystems des zentralamazonischen Urwaldbaches und seinem Stoffkreislauf bedingt. Wie schon betont (Seite 324), verhindern in einem zentralamazonischen Urwaldbach die extreme Elektrolytarmut und eine starke Abschirmung der Insolation jegliche für die Ernährung ins Gewicht fallende Primärproduktion; die Nahrungskette baut sich auf allochthonem organischem Material auf, das aus dem Wald in den Bach gelangt.

Die allochthone Stoffzufuhr besteht aus zwei grundverschiedenen Komponenten. Die erste wird gebildet von dem großen Angebot an Laub und Holz, das wegen seiner Nährstoffarmut nicht direkt, sondern vermutlich erst nach seinem mikrobiologischen Abbau in der Gestalt von Bakterien, Pilzhyphen und -sporen einer artenreichen,Drift filtrierenden oder Detritus fressenden benthischen Fauna (Ephemeroptera, Trichoptera, Simulidae, Chironomidae u.a.) als Nahrung dient. Die zweite allochthone Nahrungskomponente besteht aus

pflanzlichem und tierischem Material, u.a. Blütenteilen, Früchten und vor allem ins Wasser gefallenen Insekten, an erster Stelle Ameisen und Termiten. Es wird überwiegend von den Fischen aufgenommen und kann großenteils direkt genutzt werden.

Solange der Bach schmal genug ist, reicht das mehr oder weniger gleiche Nahrungsangebot des Waldes aus, um ein von der Biomasse her zwar nicht sehr bedeutendes aber doch überaus artenreiches und ernährungsmäßig einseitig ausgerichtetes Ökosystem zu erhalten. Wird der Bach breiter und erweitert sich allmählich zu einem Fluß, schwindet der Artenreichtum des Benthos und der Fische und gleichzeitig schrumpft auch die Biomasse der veränderten Lebensgemeinschaft zu Größenordnungen zusammen, wie man sie aus vergleichbaren natürlichen Gewässern anderer Gebiete nicht kennt. Denn ab einer gewissen Breite des Fließgewässers scheint die vom Uferwald gelieferte Nahrungszufuhr nicht mehr auszureichen, um die im engen Bachbett weiter oberhalb mögliche Besiedlungsdichte zu gewährleisten; es kommt zur Verarmung der Biozönose. Aus dieser Sequenz darf man schließen, daß in dem relativ engen Oberlauf eines Urwaldbaches alles allochthone, von den Fischen nutzbare Nahrungsmaterial auch von ihnen mehr oder weniger vollständig aufgenommen und in irgendeiner Form dem Stoffkreislauf des Baches zugeführt wird. Auf die Verarmung der Gewässerfauna des erweiterten Bachunterlaufes dürfte sich neben dem Nahrungsmangel auch die zunehmend schwächer differenzierte Morphologie des Gewässerbettes auswirken. In den unteren Gewässerabschnitten ist ferner nicht auszuschließen, daß der Abbau der gelösten und ungelösten organischen Stoffe derart fortgeschritten ist, daß dort eine Verminderung des Nährwerts der mikrobiologischen Drift eintritt.

Für das Ökosystem des zentralamazonischen Urwaldbaches wird aus dem Gesagten gefolgert, daß die Nutzung des allochthonen Nahrungsangebotes umso intensiver sein muß, je heterogener seine Fischbesiedlung nach Art und Alter zusammengesetzt ist. Je heterogener die Fischbesiedlung eines Baches aber ist, umso größer kann dann auch pro Flächeneinheit ihre Biomasse sein, umso größer auch der Anteil an Fischräubern werden, zu dem nicht nur Fische selbst, sondern ebenso Eidechsen, Krokodile, Schlangen und auch Insektenlarven, wie z.B. die der Odonaten, gehören.

Mit der Zunahme der Fischarten dürfte sich gleichzeitig das gesamte Ökosystem weiter aus- und aufbauen, zumal vielfältige Wechselbeziehungen zwischen den Fischen und den übrigen Teilen der Bachfauna, insbesondere den drift- und detritusfressenden wirbellosen Formen bestehen. So mögen u.a. die Verdauungsrückstände der Fische die Diät der Drift- und Detritusfresser verbessern. Nimmt dieser Teil der benthischen Fauna zu, verbessert sich wiederum auch das Nahrungsangebot der Fische, die zusätzlich zur Anflugnahrung Larven, Puppen und schlüpfende Imagines in beträchtlichen Mengen aus dem Benthos zu sich nehmen (vgl. KNÖPPEL l.c.). Die Individuendichte und damit wohl auch die Artenvielfalt der von Drift und Detritus lebenden Formen wird darüberhinaus von einer großen Zahl räuberischer wirbelloser Organismen geregelt, die ebenso als Fischnahrung in Frage kommen. Zu ihnen gehören die großen nachtaktiven Palaemoniden, die mit ihren feinen Zangen in der Lage sind, Chironomiden aus ihren Wohnröhren zu ziehen. Unter den räuberischen Insektenlarven fällt die große Zahl verschiedener Arten von Odonatenlarven auf. Außerdem haben die in der Regel vegetarisch lebenden Larven der Eintagsfliegen, Steinfliegen und auch Wasserschmetterlinge in Amazonien karnivore Formen hervorgebracht.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß das gesamte Ökosystem eines zentralamazonischen Urwaldbaches umso stabiler werden dürfte, je artenreicher seine Fischpopulation und die verschiedenen Gruppen der Drift- und Detritusfresser sind; denn wie schon

postuliert, müßte mit steigendem Artenreichtum dieser Tierformen das angebotene allochthone Nahrungsmaterial besser ausgenutzt werden können. Die Fische wirken in dem Ökosystem des Baches wie ein Filter, das sowohl die vom Wald gelieferte allochthone wie auch die vom Benthos produzierte autochthone Nahrung auffängt und einem enggeschlossenen Kreislauf zuführt. Je mehr Fischarten dieses Filter aufbauen, umso wirksamer, umso feinmaschiger sollte es funktionieren. Das für Fische Gesagte gilt in gleicher Weise für die Drift- und Detritusfresser, die umso vollständiger die angebotenen Stoffe zurückhalten und dem Ökosystem zur Verfügung stellen, je formenreicher sie vertreten, auf je mehr Nahrungskomponenten sie spezialisiert sind, und je gleichmäßiger alle Substrate von ihnen besiedelt werden können. Was für die Ausnutzung des allochthonen und autochthonen organischen Materials durch die gesteigerte Diversität des Ökosystems gilt, dürfte in gleicher Weise auch für die Aufnahme der im Wasser gelöst zur Verfügung stehenden organischen und anorganischen Stoffe gelten, von denen vor allem letztere stets im Minimum angeboten werden.

Zu diesem Bild des biologischen Filters, in das die Fische und die Wirbellosen sich in gleicher Weise fügen, paßt gut die Vorstellung von der Existenz von Nischen und von der Gültigkeit des 1. ökologischen Grundgesetzes. Wir können voraussetzen, daß alle Arten, auch die einander nahverwandten, Nahrungspräferenzen einerseits und unterschiedliches Verhalten andererseits zeigen, was sich aber unter den im Urwaldbach gegebenen Umweltbedingungen nicht selektiv auf die einzelnen Arten auswirken muß, sondern im dargestellten Sinne zur Stabilisierung des Ökosystems beizutragen scheint.

In diesem Zusammenhang sei auf ökologische Beziehungen hingewiesen, die von dem Bachökosystem zurück in den Wald führen. Je intensiver sich der Stoffwechsel und damit auch der Stoffkreislauf im Bach vollzieht, der nicht nur größer mit dem Differenzierungsgrad wird sondern auch mit der allgemeinen Größe der Biomasse der Lebensgemeinschaft zunimmt, verbessert sich der Chemismus des elektrolytarmen Wassers. Das Freiwerden von Elektrolyten durch Stoffwechselvorgänge schafft nicht nur für die aquatische Fauna ein günstigeres Milieu, sondern stellt auch Nährstoffe der Ufervegetation zur Verfügung. Daß derartige Beziehungen zwischen Bachwasser und den Uferpflanzen bestehen, deuten die Polster feiner Wurzeln an, die vielfach das Bachufer und teilweise auch den Bachboden auskleiden. Nicht Sauerstoff oder Wassermangel, sondern das Nährstoffangebot dürfte die Uferbäume veranlassen, ihre oberflächennahes Wurzelsystem aus den sandigen und dauerfeuchten Talböden bis in das Bachwasser auszudehnen. Die in das freie Wasser ragenden Wurzeln liefern der Bachfauna, insbesondere den Filtrieren, ein wichtiges Substrat.

Das komplexe biozönotische Gefüge des geschilderten zentralamazonischen Baches kann man grob vereinfacht mit den Worten umreißen: je mehr Fischräuber, desto mehr Fischarten, je mehr Fischarten desto mehr Fischnahrung.

Schon an anderer Stelle (FITTKAU 1970; 1973) wurde auf die Bedeutung der allochthonen Nahrungs- und der darin eingeschlossenen Nährstoffzufuhr für die zentralamazonischen, äußerst elektrolytarmen Gewässer hingewiesen. Bezogen auf den speziellen Fall der nährstoffarmen Flußmündungsseen, die direkt an das nährstoffreiche Hauptstromsystem des Amazons reichen, hieß es dort: je mehr Krokodile, desto mehr Fische. Unter den extremen Milieubedingungen, die sich aus den starken jährlichen Wasserstandsschwankungen des Hauptstromsystems in Zentralamazonien ergeben, sind die Krokodile mehr als andere Räuber dank ihrer Biologie und ihres Verhaltens geeignet, als Filter für allochthone Nahrung zu wirken. Zeitweise mag die Nahrung der Krokodile in erster Linie aus laichreifen Fischen bestehen, die aus den hochproduktiven Amazonasgewässern kommend in die elektrolytarmen Zuflüsse zum Laichen wandern. Die Krokodile vermögen einen großen Teil der Nährstoffe der allochthonen Nahrung in ihrer Biomasse zu akkumulieren und nicht sofort sondern erst allmählich und kontinuierlich durch ihre Stoffwechselvorgänge dem Ökosystem abzugeben. Letzteres dürfte eine in diesen Gewässern wegen Elektrolytarmut nur sehr beschränkt mögliche Primärproduktion fördern, auf der sich dann eine Nahrungskette weiter aufbauen kann, in die sich die Jungfische der hier laichenden Arten wiederum eingliedern und den Stoffkreislauf schließen helfen.

Die gleichen biozönotischen Prinzipien, die das aquatische System eines Urwaldbaches Zentralamazoniens mitbedingen und regeln, glaube ich auch im terrestrischen Bereich des zentralamazonischen Regenwaldes zu erkennen. Ähnlich nährstoffarm wie das Grundwasser dieser Landschaft, das im Gehalt seiner biologisch wichtigen Komponenten mehr oder weniger dem Regenwasser dieses Gebietes entspricht, sind hier die Böden, auf denen der Wald steht. Das Ökosystem dieses Waldes ist daher, wenn es fortbestehen soll, wie das des Baches, den es einschließt, ständig auf allochthone Stoffzufuhr angewiesen. Diese Abhängigkeit überbrückt offenbar alle grundsätzlichen Unterschiede im Aufbau und in der Zusammensetzung der hier gegenüber gestellten Lebensgemeinschaften. Das Ökosystem U r w a l d b a c h wird von tierischen Organismen getragen und bedarf organischer Stoffzufuhr, da Primärproduzenten in diesem System kaum in Erscheinung treten. Das Ökosystem Z e n t r a l a m a z o n i s c h e r R e g e n w a l d dagegen wird in seiner grundlegenden Struktur von pflanzlichen Organismen getragen und bedarf anorganischer Stoffzufuhr, die innerhalb eines längeren Zeitraums nicht vom Boden allein bereitgestellt werden kann; Tiere sind nur mittelbar an der Existenz des Waldes beteiligt. Die Bachbiozönose bekommt die sie erhaltenden Ausgangsnahrungsstoffe aus dem Wald. Die zentralamazonische Regenwaldbiozönose ist grundsätzlich auf die Zulieferung von Nährstoffen von außerhalb des Systems über Staub und Regen angewiesen, um die, wenn auch geringen aber ständigen Verluste auszugleichen, die bei dem intensiven Stoffkreislauf und dem Regenwaldklima sich nicht verhindern lassen. So gesehen ist der Wald ein ähnliches Durchflußsystem wie der Bach, allerdings in stark gedrosselter Form. Weder im zentralamazonischen Wald noch in den Bächen, die ja ein Teil des Regenwaldbioms sind, kommt es zur Akkumulation anorganischer oder organischer Stoffe, wie es in einem stehenden Gewässer, einem See oder Moor, der Fall ist: die Bilanz der aus dem System Regenwald herausgehenden und hineinkommenden Grundnährstoffen scheint ausgeglichen zu sein (vgl. ANON. 1972).

Eindrucksvoller als im Bach mit seiner schwer übersehbaren Fisch- und Wirbellosenpopulationen tritt uns die Artenmannigfaltigkeit der Vegetation im tropischen, insbesondere amazonischen Regenwald auf engbegrenzten Flächen entgegen. Die bisher größte Häufung von Bäumen und baumartigen Gewächsen ist im zentralamazonischen Wald auf extrem nährstoffarmen Böden festgestellt worden (KLINGE 1973). Auf die Frage nach dem Woher der vielen verschiedenen Arten wurde schon eingegangen (vgl. Seite 322). Diese Antwort gibt aber keine Erklärung dafür, wie es möglich ist, daß mehr als 500 verschiedene Bäume und Palmen auf einem Waldabschnitt von 0,2 ha nebeneinander als Teil eines großen Ökosystems existieren. Es muß Faktoren geben, die das kleingefügte Mosaik der Arten sich nicht nur aufbauen lassen, sondern es auch weiterhin regulieren und erhalten. Die Fischpopulation der terra-firme-Bäche, deren Arten und Individuenbestand nicht, wie es in den wechselfeuchten Tropengebieten direkt oder indirekt durch periodisch auftretende ökologische Engpäße kontrolliert und reduziert wird, erhalten sich u.a. durch das äußerst angespannte Verhältnis zwischen Räuber- und Beutearten. Dabei erhöht sich theoretisch mit steigender Zahl der Ar-

ten der Raubfische die Gesamtzahl der Fischarten in einem abgegrenzten System, sofern ein Artenangebot von außerhalb oder der Grenzzone des Systems besteht.

Kehren wir mit dieser Vorstellung zum Regenwald zurück und versuchen, dieses Prinzip auf die Vegetation zu übertragen, helfen uns die Untersuchungen von JANZEN (1970) weiter. Janzen glaubt nachweisen zu können, daß ein enger Zusammenhang zwischen der Artenmannigfaltigkeit der Bäume tropischer Wälder und der Zahl vorhandener "Pflanzenräuber" besteht. "Pflanzen- oder Baumräuber" sind im Sinne von Janzen, soweit es sich um Insekten handelt, meist artspezifische Frucht- und Blattfresser, die in der Regel die in der unmittelbaren Nähe des Mutterbaumes niedergegangenen Samen und Keimlinge quantitativ vernichten. Je weiter entfernt aber ein Same von der Mutterpflanze gelangt, umso größer ist die Chance, einer vorzeitigen Vernichtung zu entgehen. Zu den Pflanzenräubern gehören außer dem Heer der Insekten ebenso unzählige Pilze und viele nicht unbedingt artspezifisch sich verhaltende wirbellose Tiere, ferner Vögel und Säuger. Sie alle können ihre ökologische Funktion am wirksamsten dort durchführen, wo das jeweilige Nahrungsangebot besonders konzentriert auftritt.

Wie in dem auffallend großen Artenreichtum der Fische im Urwaldbach, so sehe ich auch in der Präsenz der Artenmannigfaltigkeit der Bäume des Regenwaldes die Wirksamkeit des gleichen ökologischen Prinzips, das hier wie dort zu Stabilisierung und Erhaltung des Ökosystems beizutragen scheint. Es ist das schon am Beispiel des Baches ausführlich dargestellte Prinzip, das besagt, daß das biozönotisch-biologische Filter zum Auffangen der allochthonen und zum Zurückhalten der autochthonen Stoffe, die für das Fortbestehen des Ökosystems erforderlich sind, sich mit gesteigerter Artenzahl in seiner Wirksamkeit erhöht (vgl. Seite 332). Das bedeutet, übertragen auf den Regenwald: je größer der Artenreichtum an Bäumen, Palmen, Lianen, Epiphyten, Epiphyllen, Kräutern, Moosen, Flechten und Pilzen wird, umso sicherer bleiben die mit dem Regen aus der Atmosphäre neu hinzukommenden oder zurückgeführten Nährstoffe dem Ökosystem erhalten; das Gleiche gilt für die Rückführung der Nährstoffe, die bei der Dekomposition des abgestorbenen organischen Materials anfallen, oder beim Stoffwechsel der Pflanzen und Tiere, in welchem Höhenbereich des Waldes auch immer, frei werden und nicht dem Stoffkreislauf verloren gehen dürfen. Mit der Zunahme der artlichen Differenzierung erhöht sich nicht nur die Möglichkeit für das Ökosystem, den gesamten Nährstoffkreislauf extrem geschlossen zu halten, sondern es ist gleichzeitig in der Lage, den unvermeidlichen Nährstoffschwund, der sich mit dem abfließenden Grundwasser ergibt, auszugleichen.

Die gesamte Struktur des Regenwaldes, die Gliederung des Kronenraumes in mehrere Etagen, deren Blattprojektionen mehrfach den Waldgrund abdecken, die Anwesenheit der Epiphyten und Epiphyllen, und das oberflächennahe, dichte Wurzelnetz kommen der Filterfunktion entgegen, wie sie KLINGE (l.c.) ausführlich darstellt. Das intensive Bemühen einzelner Bäume, Nährstoffe aufzufangen, wird z.B. deutlich erkennbar, wo Wurzelspitzen dicht am Fuß von Baumstämmen aus dem Erdboden ragen, an denen Regenwasser regelmäßig abläuft. Es ist auch dort sichtbar, wo z.B. Palmen mit ihren Blattspreiten, oder epiphytische Orchideen mit ihren schräg nach oben gerichteten Wurzelspitzen Streu auffangen, durch deren Dekomposition offensichtlich für die betreffenden Pflanzen Nährstoffe verfügbar werden.

Wie angespannt die Nährstoffversorgung in diesem außergewöhnlich artenreichen zentralamazonischen Regenwald ist, glaube ich darüberhinaus an der im allgemeinen sparsamen Ausgabe von Früchten und Samen der hier vorkommenden Arten bestätigt zu sehen. Die in der Neotropis weit verbreiteten, artenreichen Lecythidaceen haben z.B. auf der terra firme im zentralamazonischen Wald nur kleine und samenarme Früchte im Gegensatz zu den Arten, die auf nährstoffreichen Böden der gleichen Region stehen. Eine hochgradige Anpassung an den Nährstoffmangel darf man ferner daran erkennen, daß der Stoffkreislauf teilweise direkt über das Laub dekomposierende Pilze und Mykorhizen geschlossen wird (WENT und STARK 1968) und, daß die Fauna, selbst die Mikrofauna des Bodens, weitgehend vom Abbau der Primärproduktion ausgeschlossen wird. Verschiedenartigste Mechanismen physikalischer, chemischer und biologischer Wirkungsweise schränken offensichtlich den Nahrungswert der Vegetation für die Tierwelt stark ein. Bei der Nutzung der Streu dürfte der geringe Nährwert des Laubes verstärkend hinzukommen.

Die Artenmannigfaltigkeit der Vegetation finden wir allerdings nur dort auf der terra firme, wo die Böden trotz ihrer extremen Nährstoffarmut dennoch ein für Pflanzen optimale Struktur und einen optimalen Wasserhaushalt haben. Verschlechtert sich beides, so geht der Artenbestand stark zurück. Er ist auch außerhalb der terra firme in den von periodischen Überschwemmungen beeinflußten Wäldern sehr viel geringer, und dort sogar weitgehend unabhängig von dem teilweise großen Nährstoffangebot. Auf den Artenreichtum der Waldfauna soll in diesem Zusammenhang nicht weiter eingegangen werden. Er ist sowiese nur bei ganz bestimmten Tiergruppen ausgeprägt und versteht sich im allgemeinen schon als direkte Anpassung an den hohen Grad der artlichen Differenzierung der Vegetation. Der Anteil der Fauna mit etwa 0,02% an der gesamten Biomasse des Waldes ist darüber hinaus überaus gering (vgl. FITTKAU und KLINGE 1973).

Es bedarf noch intensiver Forschung in vielen Fachrichtungen, um das ökologische Gefüge tropischer Biome und ihre Artenmannigfaltigkeit zu verstehen. Unabhängig von der Frage, wie die einzelnen Arten entstanden und woher sie gekommen sind, darf man in der Kontinuität der Gleichförmigkeit des feuchttropischen und für viele Organismen optimalen Milieus, das von jahreszeitlichen Klimaschwankungen kaum beeinflußt wird, die Vorraussetzung für den Aufbau und die Fortdauer der hochdifferenzierten Ökosysteme tropischer Regenwälder sehen. Durch das weitgehende Fehlen klimatisch bedingter ökologischer Engpässe im Verlauf des Jahres sind hier die in der Regel die Ökosysteme entscheidend regulierenden Faktorenkomplexe ausgeschlossen. An ihre Stelle müssen andere Regulative treten, die das Nebeneinander ähnlicher Arten und Lebensformtypen in einer Lebensgemeinschaft ordnen. Die von Thienemann und Franz aufgestellten ökologischen Grundgesetze (vgl. Seite 321), das Nischenkonzept und das Prinzip Gauses verlieren im tropischen Raum zwar nicht ihre Gültigkeit. Ihre Bedeutung tritt aber dort im Regenwaldbiom mehr oder weniger stark zurück bzw. ist ihre Wirkung nicht oder kaum erkennbar, wo die Kontinuität günstiger Lebensbedingungen und der entwicklungsgeschichtliche Hintergrund der Landschaft mit ihrer Flora und Fauna den Aufbau eines hochdifferenzierten Ökosystems ermöglicht hat.

Das aufgezeigte biologische Filternprinzip, das die Effektivität des Stoffkreislaufes in einem Ökosystem mitbestimmt, und dessen Wirkung sich mit steigernder Artenzahl verbessert, gestattet in der Artenmannigfaltigkeit feuchttropischer Lebensgemeinschaft auch eine Anpassung an einen kontinuierlichen Nährstoffmangel des Lebensraumes, in dem das Ökosystem sich entwickelt hat, zu sehen. Dagegen gibt es keine Hinweise dafür, daß die tropische Artenfülle Ausdruck eines besonders günstigen Nährstoffangebotes ist. Denn unter feuchttropischem Klima verarmen die Böden oberflächlich sehr schnell dank einer intensiven Verwitterung und raschen Auswaschung. Nährstoffreiche Böden gibt es daher in tropischen Regenwaldgebieten nur in Gebirgsregionen, wo Gestein ansteht und die Böden sich ständig ver-

jüngen können, oder in den Talgebieten, wo noch frisches, nicht ausgewittertes Erosionsmaterial abgelagert wird. Nährstoffreiche feuchttropische Lebensräume sind demzufolge sowohl räumlich wie zeitlich und in wichtigen Ökofaktoren grundsätzlich instabil im Gegensatz zu den alten Einebnungsflächen und Sedimentationsräumen mit ihren ausgewitterten, ausgelaugten Böden. Das hochausgereifte Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes benötigt für seinen Fortbestand offenbar den Boden nicht mehr als Nährstofflieferant, sondern nur noch als physikalisches Substrat und Speicher für Wasser und in den obersten Lagen auch für anorganische und organische Stoffe. Die geologische Entwicklung der Neotropis mit ihrem, gemessen an der Größe des Kontinents nur geringen Anteil jüngerer Gebirge im Bereich der Hylaea und der ausgedehnten alten Einebenungsflächen und Sedimentationsräume, scheint somit maßgeblich das Werden das amazonischen Regenwaldbioms mit seiner überaus großen, von anderen tropischen Waldgebieten nicht gekannten Artenfülle bestimmt zu haben.

In Erweiterung des Prinzips von Franz ergibt sich der Schluß:

Je größer und älter ein (tropischer) Lebensraum ist, je günstiger und je gleichförmiger seine Lebensbedingungen für Organismen sind, desto größer wird die Zahl der Arten seiner Lebensgemeinschaft sein.

Zusammenfassung

Das gehäufte Nebeneinander vieler Arten oft nah verwandter Taxa oder auch Lebensformen in tropischen Ökosystemen läßt sich mit den bisher bekannten ökologischen Prinzipien nicht befriedigend erklären. Die größte Konzentration von Arten auf kleiner Fläche findet man im Bereich des Regenwaldes. Er ist das tropische Biom, das die stärkste Konstanz der Ökofaktoren im Verlauf des Jahres aufweist. Die Elemente der Waldflora und -Fauna und das von ihnen aufgebaute ökologische Gefüge sprechen für ein kontinuierliches Bestehen des feuchtwarmen und für die meisten terrestrischen Organismen optimalen Klimas auf den tropischen Kontinenten seit dem Mesozoikum.

In der Kontinuität der Gleichförmigkeit des tropischen Milieus, das von jahreszeitlichen Schwankungen kaum beeinflußt wird, darf man aber nur die Voraussetzungen für den Aufbau und die Fortdauer des hochdifferenzierten Ökosystems des tropischen Regenwaldes sehen, nicht aber einen Faktor, der die Artenbildung besonders gefördert haben könnte. Artenbildungsprozesse sind in einem großen geschlossenen Regenwald in erster Linie in seinen marginalen Bereichen zu erwarten, wo eine saisonmäßige Inkonstanz der Ökofaktoren selektiv auf Organismen wirken kann. Unabhängig davon dürften aber im Verlauf der Erdgeschichte immer wieder geologisches Geschehen und kontinentale Klimaschwankungen die Areale der feuchttropischen Waldgebiete vergrößert oder verkleinert, zerteilt und regional verlagert haben. Derartige Vorgänge stehen in keinem Widerspruch zur postulierten Kontinuität der Regenwaldbiome selbst. Sie haben aber entscheidend zur Entstehung des Artenreichtums der Tropen beigetragen. Während einer Regressionsphase der Wälder dürften z.B. große geschlossene Waldzonen in einzelne isolierte Waldgebiete zerfallen sein, in denen es bis zu ihrem erneuten Verschmelzen und dem damit verbundenen Floren- und Faunenaustausch zur Entstehung eigener Arten kommen konnte. Dort, wo im ökologischen Gefüge auf Grund der tropischen Umweltbedingungen ein Nebeneinander von nah verwandten Arten möglich war, erfolgte ihre Akkumulation. Im Waldbiom sind es primär die Holzgewächse, in den Bächen am auffälligsten

die Fische, deren Artenhäufung vermutlich auf diese Weise in weiten Gebieten so ungewöhnlich groß geworden ist.

Wachsende Artendichte bedingt notwendigerweise eine Abnahme der Individuenzahl der jeweiligen Arten in einem Ökosystem. Die Individuendichte der einzelnen Arten wird durch ein sehr angespanntes Räuber-Beute-Verhältnis geregelt, wobei bei Pflanzen und Tieren vergleichbare Gesetzmäßigkeiten erkennbar sind. Eine große Zahl räuberisch von Pflanzen und Tieren lebender Organismen sind Ausdruck einer langen Evolution des Ökosystems; nimmt ihre Zahl zu, kann sich der gesamte Artenbestand der Lebensgemeinschaft weiter erhöhen.

Die größte Artenmannigfaltigkeit auf einer begrenzten Waldfläche oder auch in einem Urwaldbach kennt man bisher aus Zentralamazonien, einer Landschaft mit einem extrem geringen Nährstoffangebot. Der Wald steht hier auf ausgewitterten und ausgewaschenen Böden, in denen kaum noch Nährstoffe frei werden. Unvermeidbare Verluste beim Stoffkreislauf können daher nur durch Auffangen allochthoner, dem Wald insbesondere durch den Regen zugeführter Nährstoffe ausgeglichen werden. Nimmt die Zahl die Pflanzenarten in einem solchen Wald zu, ist zu erwarten, daß durch die stärkere Differenzierung der Vegetation nicht nur die Energieaufnahme, sondern ebenso das Zurückhalten der allochthon angebotenen und der durch den ständigen Abbau der abgestorbenen organischen Materie freiwerdenden Nährstoffe sich günstiger gestaltet und somit der Stoffkreislauf sich besser schließt. Wir können deshalb von einem biologischen Filter für autochthone und allochthone Nährstoffe des Ökosystems sprechen, dessen Leistung sich mit wachsender Artenmannigfaltigkeit erhöht, und der mit seiner Erhöhung zur Stabilisierung des Systems beiträgt.

In einem von einem Wald eingeschlossenen Bach, in dem aus Nährstoff- und Lichtmangel eine Primärproduktion ausbleibt, baut sich das gesamte Ökosystem auf allochthonem organischem Material auf, das aus dem Wald stammt. Die wichtigste Filterkomponente für diese allochthonen Stoffe stellen die hier artenreich vertretenen Fische und auch Larven von verschiedenen Insektenordnungen dar. Das Ökosystem solch eines Baches scheint funktionsmäßig ähnlich aufgebaut zu sein wie das des Waldes.

Der Artenreichtum feuchttropischer Lebensräume läßt sich als eine Anpassung an einen kontinuierlichen Nährstoffmangel auffassen und ist nicht, wie oft vermutet, Ausdruck eines großen Nährstoffangebotes. Nährstoffreiche tropische Lebensräume scheinen räumlich und zeitlich und in wichtigen Ökofaktoren so instabil zu sein, daß ihre Kontinuität nicht ausgereicht hat, um einen vergleichbar großen Artenreichtum hervorbringen zu können.

Summary

The existence in close proximity of many species – often intimately related systematically or in life form – in tropical ecosystems cannot be satisfactorily explained by currently recognized ecological principles. The greatest density of species in a restricted area is found in the rain-forest regions. This is the tropical biome which displays the greatest constancy of ecological factors over the course of the year. The elements of the forest flora and fauna, and the network of ecological interactions among them, suggest that a warm, humid climate, optimal for most terrestrial organisms, has existed on the tropical continents continuously since the Mesozoic.

But one may regard the maintained uniformity of the tropical milieu, which is hardly

influenced by seasonal fluctuations, only as a prerequisite for the origin and persistence of the highly differentiated tropical rain-forest ecosystem, and not as a factor which could have specially promoted the development of new species. The processes of differentiation of species in a large, closed rain forest are to be expected primarily in the regions near its borders, where a seasonal inconstancy of ecological factors can have a selective effect upon organisms. Independently, however, in the course of the history of the earth, geological events and continental climatic fluctuations may well have repeatedly expanded or reduced the areas of the humid tropical forest regions, divided them or displaced them. Such processes are not inconsistent with the postulated continuity of the rain-forest biome itself. However, they would have made a decisive contribution in bringing about the diversity of species in the tropics. For example, during a phase of regression of the forests, large zones of forest may have been broken up into several isolated forest regions, within each of which unique species could have developed; when the "islands" of forest again fused, a renewed exchange of flora and fauna would have become possible. Wherever, because of the nature of the tropical environment, ecological interactions were compatible with coexistence of closely related species, such species would accumulate. In the forest biome it is primarily the woody plants, and in the watercourses most obviously the fishes, for which species differentiation has become so extraordinarily great – presumably by this means.

An increasing density of species in an ecosystem necessarily brings about a decrease in the numbers of individuals within each of these species. The density of individuals of a given species is extremely sensitive to a predator-prey ratio. Comparable regulatory relationships are recognizable in both plants and animals. The occurrence of a large number of organisms living as predators on plants and animals is the expression of a long evolution of the ecosystem; if the number of such organisms increases, the total number of species in the biotic community can be further increased.

The greatest diversity of species known, in a restricted area of forest or in a jungle watercourse, occurs in central Amazonia, a region offering extremely poor food supply. Here the forest stands on weathered and washed-out soils, from which practically no nutrients can be freed. Unavoidable losses in the cycling of materials can thus be compensated only by capture of allochthonous nutrients, particularly those brought to the forest by rain. If the number of plant species in such a forest increases, it is to be expected that this greater differentiation of the vegetation will favor not only energy uptake, but also the retention of both allochthonous nutrients and those freed by the continual decomposition of dead organisms; as a result the nutrient cycle is more effectively closed. Thus we can speak of a biological filter for autochthonous and allochthonous nutrients in the ecosystem, the performance of which increases with increased species diversity, contributing to the stabilization of the system.

In a stream enclosed by forest, from which primary production is excluded by the lack of nutrients and light, the entire ecosystem is based upon allochthonous organic material derived from the forest. The most important filter components for these allochthonous substances are represented by the many species of fishes present as well as by the larvae of various orders of insects. The ecosystem of such a stream appears to be organized functionally like that of the forest.

The abundance of species in humid tropical habitats can be regarded as an adaptation to a continuous lack of nutrients and is not, as often supposed, the expression of a large nutrient supply. Nutrient-rich tropical habitats, with respect to important ecological factors, appear to be so unstable – lacking continuity in both space and time – that a comparatively great species diversity has not evolved.

Literatur

ANONYMUS (1972): Regenwasseranalysen aus Zentralamazonien, ausgeführt in Manaus, Amazonas, Brasilien, von Dr. Harald Ungemach.– Amazoniana 3:186–198

DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach.– Arch. Hydrobiol. 50:305–552

FITTKAU, E.J. (1970): Role of caimans in the nutrient regime of mouth-lakes of Amazon affluents (An Hypothesis).– Biotropica 2:138–142

FITTKAU, E.J. (1973): Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters.– Amazoniana 4:103–133

FITTKAU, E.J. and H. KLINGE (1973): On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest.– Biotropica 5:2–14

FRANZ, H. (1952-1953): Dauer und Wandel der Lebensgemeinschaften.– Schriften des Vereins zur Verbreitung narurwiss. Kenntnisse in Wien. Ber. 93. Vereinsjahr 1952/53: 27–45

GILPIN, M.E. and K.E. JUSTICE (1972): Reinterpretation of the invalidation of the principle of competitive exclusion.– Nature 236:273–301

HAFFER, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds.– Science 165:131–137

HAFFER, J. (1971): Artenentstehung bei Waldvögeln Amazoniens.– Umschau (4):135–136

HESSE, R. (1924): Tiergeographie auf ökologischer Grundlage.– Fischer, Jena

ILLIES, J. (1968): Limnofauna Europaea. Fischer, Stuttgart

JANZEN, D.H. (1970): Herbivores and the number of the species in tropical forests.– The American Naturalist 104:501–528

KLINGE, H. (1973): Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes.– Amazoniana 4 (3) : 283–292

KNÖPPEL, H.-A. (1970): Contribution to the nutrient-ecology of Amazonian rain-forest streams.– Amazoniana 2:257–352

LOWE-McCONNELL, R.H. (1964): The fishes of the Rupununi savanna district of British Guiana. I. Groupings of fish species and effects of the seasonal cycles on the fish.– J. limn. Soc. (Zool.) 45:103–144

LOWE-McCONNELL, R.H. (1969): Speciation in tropical freshwater fishes.– Biol. J. Linn. Soc. 1:51–75

MAYR, E. (1969): Bird speciation in the tropics.– Biol. J. Linn. Soc. 1:1–17

MOREAU, R.E. (1969): Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa.– J. Zool. London 158:39–61

MÜLLER, P. (1968): Die Herpetofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien).– Verlag Saarbrücker Zeitung, Saarbrücken

MÜLLER, P. (1972): Ausbreitungszentren in der Neotropis.– Naturw. Rdsch. 25:267–270

RICHARDS, P.W. (1969): Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche.– Biol. J. Linn. Soc. 1:149–153

ROBERTS, T.R. (1972): Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins.– Bull. Mus. Comp. Zool. 143:117–147

SLOBODKING, L.B. (1964): Experimental populations of *Hydrica*.– Jubilee Symposium Suppl. to J. Ecol. 52:131–148

SCHWABE, G.H. (1968): Towards an ecological characterization of the South American continent.– In: Biogeography and Ecology in South America (Ed. by E.J. FITTKAU et al.), Monographiae Biologicae 18:113–136. The Hague: Dr. W. Junk N.V. Publishers

THIENEMANN, A. (1918): Lebensgemeinschaft und Lebensraum.– Naturwiss. Wochenschrift. N.F. 17:282–290, 297–303

THIENEMANN, A. (1920): Die Grundlagen der Biozönotik und Monards faunistische Prinzipien.– Festschrift für Zschokke Nr. 4:1–14, Basel

THIENEMANN, A. (1954): Ein drittes biozönotisches Grundprinzip.– Arch. Hydrobiol. 49:421–422

VANZOLINI, P.E. (1970): Zoologia sistemática, geografica e a origem das espécies.– Instituto Geografia, Série Teses e Monografias 3. Universidade de São Paulo. Brasilien

VUILLEUMIER, S.B. (1971): Pleistocene changes in the fauna and flora of South America.– Science 173:771–780

WENT, F.W. and N. STARK (1968): The biological and mechanical role of soil fungi.– National Acad. Sci. Proc. 60:497–504

ZARET, Th.M. and A. St. RAND (1971): Competition in tropical stream fishes: Support for the competitive exclusion principle.– Ecology 52:336–342

Anschrift des Autors:

Dr. E.J. Fittkau
Max-Planck-Institut für Limnologie
Abteilung Tropenökologie
D–2320 Plön (Holstein)
BR Deutschland